Труды Зоологического института РАН
Том 318, № 4, 2014, с. 382–390



УДК 598.1:575

КОНЦЕПЦИЯ ГИБРИДОГЕННОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ: КОМПЛЕКСНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОДНОПОЛЫХ ВИДОВ РЕПТИЛИЙ

Л.А. Куприянова

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: larissakup@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Кратко рассмотрены результаты цитогенетического, молекулярно-цитогенетического, аллозимного, митохондриальной ДНК, микросателлитной ДНК анализов однополо-двуполых комплексов видов из разных семейств ящериц. Комплексное изучение партеногенетических видов рептилий подтверждает концепцию гибридогенного видообразования у позвоночных животных, состоящую в формировании (вследствие гибридизации двуполых видов) новых однополых гибридных видов, клонов и форм. Современные исследования значительно расширили понимание эволюционной взаимосвязи таких событий, как гибридизация, однополое размножение, полиплоидия и «сбалансированность» генома. Подчеркнута избирательность в гибридизации и доказано, что значение гибридизации состоит в дестабилизации гибридного генома, его быстрой изменчивости и в появлении уникальных генных сочетаний и новых аллелей, отсутствующих у родительских видов. Значение однополости, в случае ее возникновения, заключается в сохранении родительских генных комплексов и в фиксации новых уникальных генетических вариантов.

Ключевые слова: видообразование, гибридизация, изменчивость, партеногенез

CONCEPT OF HYBRIDOGENEOUS SPECIATION OF VERTEBRATE ANIMALS: COMPLEX STUDIES OF UNISEXUAL SPECIES OF REPTILIA

L.A. Kupriyanova

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint-Petersburg, Russia;
e-mail: larissakup@zin.ru

ABSTRACT

Results of study of unisexual-bisexual complexes from different lizard families have been generalized, using cytogenetic, molecular-cytogenetic data in combination with allozyme, mt-DNA and microsatellite-DNA analysis. These extensive studies of parthenogenetic species of reptiles confirm the concept hypothesis of hybridogeneous speciation of vertebrate animals based on an inter-specific hybridization with forming of a new hybrid unisexual species, clones and forms. Modern researches are considerably extended understanding of evolutionary interrelated phenomena such as hybridization-unisexuality-polyploidy-and ‘balance’ genome. The hybridization may be phylogenetically constrained. An implication of hybridization might be in genome destabilization, and therefore in its rapid diversity, arising of new gene’s variants, of new specific allozyme alleles and microsatellite loci, lacking in parent’s genomes. The implication of unisexuality (in case of its rises) is the maintainance of parental gene block along fixation of new variant of the latter resulting from hybridization.

Key words: speciation, hybridization, variability, parthenogenesis

---

ВВЕДЕНИЕ

Однополые виды среди беспозвоночных животных – хорошо известный факт. Обзоры, посвященные различным аспектам биологии, характеристикам геномов, кариотипов, мейоза, происхождения и значения партеногенеза в разных группах беспозвоночных, опубликованы общепризнанными в этой области специалистами, такими как Б.Л. Астауров (Астауров [Astaurov] 1969), Е. Суомалайнен (Suomalainen et al. 1987), Д. Уайт и Н. Котрерас (White and Cotreras 1982). Среди наземных позвоночных животных однополые виды впервые были обнаружены И.С. Даревским у кавказских скальных ящериц сем. Lacertidae, когда в роде *Darevskia* Arribas 1997 (прежде – *Lacerta*) комплекса *D. saxicola* им были обнаружены в общей сложности семь партеногенетических видов (примерно 20% описанных видов рода) (Даревский [Davevsky] 1958; Darevsky 1966; Даревский и Даниелян [Darevsky and Danielyan] 1977). Открытие однополых (партеногенетических) видов ящериц и однополых (гибридо- и гиногенетических) форм и видов рыб и амфибий поставило ряд серьезных общебиологических вопросов, связанных со спецификой их кариотипов и геномов, а также функционирования последних, с цитогенетическими механизмами клонального наследования, клональной изменчивостью и с возможным происхождением и эволюционным значением таких уникальных видов и форм позвоночных животных.

К настоящему времени установлено, что однополый способ размножения очень редок у позвоночных животных, и среди рептилий он известен только у 0.46% видов (40 из 8730 известных видов в 8 из 69 семейств) (Fujita and Moritz 2010). Среди северо-американских ящериц рода *Cnemidophorus* Wagner, 1830 (сем. Teiidae) более 30% описанных видов являются партеногенетическими (Reeder et al. 2002). Кариологический анализ нескольких однополых видов этого рода неожиданно показал, что среди них существуют диплоидные и полиплоидные (триплоидные) виды, и в их кариотипах часто присутствуют гетероморфные по морфологии пары и «триплеты» хромосом (Lowe and Wright 1968). Эти результаты позволили авторам высказать предположение о происхождении однополых видов путем гибридизации разных обоеполых видов. Тем не менее другие авторы, например, О. Куеллер (Cuellar 1974), придерживались другого мнения по поводу возникновения однополых видов и отстаивали гипотезу их спонтанного происхождения благодаря быстрому переходу к однополому размножению. По мере проведения комплексных исследований и накопления данных об однополых видах ящериц (и практически одновременно – рыб и амфибий) постепенно становилось ясно, что речь идет о необычном способе видообразования у позвоночных животных. Была разработана основная концепция происхождения однополых и полиплоидных видов, получившая название гибридогенного (сетчатого, ретикулярного) видообразования (Боркин и Даревский [Borkin and Darevsky] 1980; Васильев [Vasiliev] 1985; Moritz 1991). Основные этапы гибридогенного видообразования таковы: 1-й этап – межвидовая и межрасовая гибридизация диплоидных бисексуальных видов, сопровождающаяся возникновением диплоидных однополых видов или форм; 2-й этап – возвратная гибридизация однополых видов с одним из исходных или с третьим диплоидным бисексуальным видом, что приводит к формированию триплоидных однополых видов и форм; 3-й этап – гибридизация последних с одним из исходных обоеполых видов с образованием тетраплоидных однополых форм и бисексуальных видов. Очевидно, что основные положения гипотезы состоят во взаимосвязи таких явлений, как гибридизация, партеногенез (гино- и гибридогенез) и полиплоидия. Однако многие признаки и особенности кариотипов и геномов однополых видов, а также механизмы сетчатой эволюции оставались и остаются до сих пор до конца не выясненными и не понятыми.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ

В последние два десятилетия XX-го и в начале XXI-го века были проведены интенсивные хромосомный, цитогенетический, молекулярно-цитогенетический и аллозимный анализы однополых видов и форм ящериц, включая также анализы ядерной и митохондриальной (мт) ДНК, методы рестриктазного картирования нуклеотидных повторов геномной ДНК (таксопринт), полимеразной цепной реакции с использованием единичного случайного праймера (RAPD), секвенирования микросателлитной ДНК и др. В результате были

обнаружили общие закономерности характерные для однополых видов:

1. Все партеногенетические виды ящериц в филогенетическом плане являются молодыми видами. Они возникли в плейстоценовый период в последние несколько миллионов лет. Кавказские партеногенетические виды рода *Darevskia* возникли в эпоху четвертичных оледенений Кавказа в последние 5–7 тыс. лет (Darevsky et al., 1985) и они также «молоды» на фоне гораздо более «старых» двуполых видов (Доронин и др. [Doronin et al.] 2013; Сыромятникова и др.[Syromyatnikova et al.] 2013).

2. Они имеют более узкие ареалы по сравнению с обоеполыми видами.

3. Почти все партеногенетические виды имеют гибридное происхождение. Исключение составляют два вида – *Lepidophyma flavimaculatum* A. Duméril, 1851 (сем. Xantusiidae) (Bezy and Sites 1987) и *Leposoma percarinatum* (Méller, 1923) (сем. Gymnophthalmidae) (Pellegrino et al. 2003). Однако исследования этих двух видов продолжаются, поэтому можно допустить, что их гибридная природа будет доказано в будущем.

4. Многие партеногенетические виды являются полиплоидами, в большинстве случаев они триплоидны, хотя установлены и диплоидные виды.

5. Большинство партеногенетических видов ящериц имеют моно- и поликлональную генетическую структуру. Один из клонов поликлонального комплекса как правило обладает более широким ареалом и характеризуется наибольшей генетической вариабельностью.

Внутривидовое генетическое разнообразие однополых животных принято объяснять мутациями, возможной рекомбинацией генетического материала и следствием многократных актов гибридизации, т. е. однополые формы ведут свое начало от нескольких гибридных самок (Parker and Selander 1976; 1984; Pasteur et al. 1987; Cole et al. 1988; Moritz et. al. 1989a; Donnellan and Moritz 1995; Adams et al. 2003). Именно последнее обстоятельство послужило причиной появления нескольких клонов в пределах триплоидных партеногенетических ящериц комплекса *Heteronotia binoei* (сем. Gekkonidae), различающихся цитогенетическими и генетическими признаками (Moritz 1984; Moritz et al. 1989a), и трех партеногенетичеких видов ящериц комплекса *Aspidoscelis cozumela* (прежде *Cnemidophorus cozumela*, сем. Teiidae) (Manrquez-Moran et al. 2014). Постепенно была разработана «балансовая» гипотеза, согласно которой появление у гибридных особей ооцитов с нередуцированным числом хромосом и переход к однополому способу размножения зависит от общего взаимодействия гибридных геномов, уровень общей гетерозиготности которых должен быть сбалансированным и не превышать определенных пределов (Moritz et al. 1989a; 1992b).

Предпринятое всестороннее изучение (аллозимный, мт-ДНК и хромосомный анализы) лацертидных ящериц рода *Darevskia* также позволило открыть некоторые закономерности возникновения и становления этих партеногенетических форм и видов.

1. Аллозимный анализ 25–30 белковых локусов продемонстрировал, что семь однополых видов комплекса произошли в результате гибридизации нескольких (4) обоеполых видов (Uzzell and Darevsky 1975; MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996; 2000). Оказалось, что последние относятся к разным кладам рода, а именно – к двум из трех установленных клад (1-ая – *rudis*; 3-я клада – *caucasica*).

2. Анализ последовательностей митохондриальной ДНК партеновидов и их двуполых родительских видов позволил уточнить материнский и отцовские таксоны: первые принадлежат к кладе *caucasica*, тогда как последние всегда относятся к кладе *rudis* (Moritz et al. 1992a).

3. Цитогенетический анализ четко показал, что переход к такому способу размножения редок и, возможно, ограничен филогенетическими и генетическими факторами, препятствующими успешному гибридогенному видообразованию в этой группе (Kupriyanova 1989; Куприянова [Kupriyanova] 1997; 1999). Следует подчеркнуть, что филогенетические и другие факторы, ограничивающие формирование партеноформ, были отмечены и в комплексах ящериц *H.(binoes)* (Kearney et al. 2006) и *A.* (*cozumela*) (Manrquez-Moran et al. 2014).

В ходе изучения трех партеногенетических видов рода *Darevskia* [*D. armeniaca* (Méhely, 1909), *D. dahli* (Darevsky, 1957), *D. unisexualis* (Darevsky, 1966)] и четырех обоеполых родительских видов было установлено, что их кариотипы отличались по морфологии половых хромосом. Размер этой W-половой хромосомы может меняться от мелкой

макрохромосомы (W) до микрохромосомы (w). Одно обстоятельство повторялось – самки материнских родительских видов имели в кариотипе гетероморфные ZW-половые хромосомы (Kupriyanova 1989). Использование данного признака кариотипа (тип W, w) оказалось очень ценным для исследований, так как в сложных ситуациях позволяло определить (и подтвердить конкретно) популяцию материнского вида гибридной партеноформы. В итоге было продемонстрировано, что признаки кариотипа, наряду с другими, могут служить одним из критериев определения родственных взаимоотношений и возможных путей видообразования в роде *Darevskia*. Все цитогенетические сведения показали хорошее совпадение с данными изучения филогении рода, основанного на аллозимном анализе и анализе последовательностей митохондриального гена цитохрома b (MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996).

ОСОБЕННОСТИ КАРИОТИПОВ И ГЕНОМОВ ГИБРИДНЫХ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ ЯЩЕРИЦ

Цитогенетические исследования лацертидных (сем. Lacertidae) и других партеногенетических видов, относящихся к родам *Leolepis* Cuvier, 1829 (сем. Agamidae) и *Hemidactylus* Oken, 1817 (сем. Gekkonidae), выявили у них ряд особенностей, а именно спектр цитогенетических нарушений и дисбаланс генетического взаимодействия (Kupriyanova 1989; 1992; 1994; Darevsky and Kupriyanova 1993; Ota et al. 1993). В их кариотипах были впервые продемонстрированы значительные нарушения, а именно – наличие:

1) гетеромофных по морфологии пар, появившихся в результате структурных перестроек хромосом (перицентрические инверсии);

2) гетероморфных хромосом по ГЭПам (ахроматическим пробелам);

3) геномных перестроек (анеуплоидия, мозаицизм, спонтанная триплоидия);

4) функциональных нарушений взаимодействия геномов – изменение активности или полная инактивация половых хромосом и ЯОР (отсутствие кодоминирования рибосомальных генов) (Куприянова [Kupriyanova] 1997).

Этот спектр оказался значительно шире у вновь появляющихся (в результате разных вариантов скрещиваний) естественных гибридов рода *Darevskia*. Необходимо подчеркнуть, что в некоторых случаях этот спектр был специфичен. Все полученные автором данные о кариотипах партеногенетических видов трех семейств ящериц (Lacertidae, Agamidae, Gekkonidae) и разных типов гибридов свидетельствовали о нестабильности их гибридных геномов.

Впервые Л.А. Куприяновой было высказано мнение о том, что определенные цитогенетические механизмы (хромосомные, геномные, функциональные нарушения и др.) могут вызывать генетическую изменчивость гибридных партеногенетических видов и, в свою очередь, приводить к появлению de novo аллелей, отсутствующих у родительских видов, и, как следствие, появлению новых клонов (Kupriyanova 1989; 1992; 1999; 2010). Новые клоны, возникшие в результате хромосомных перестроек, произошедших в гибридных кариотипах, были выявлены и у других партеновидов родов *Hemidactylus* (Ota et al. 1993; Куприянова [Kupriyanova] 1997]) и *Heteronotia* Wermuth, 1965 (Moritz et al. 1989b; 1993).

Генетические различия были установлены в ходе исследований 4 партеногенетических (*D. armeniaca, D. dahli, D. unisexualis, D. rostombekovi*) и 16 обоеполых видов рода *Darevskia* (комплекс *D. saxicola)* (MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996; Fu et al. 1998). Для оценки уровня генетической изменчивости этих таксонов был исследован генетически контролируемый полиморфизм в общей сложности 20 популяций по 28–30 белковым и энзимным системам, кодируемых предположительно 35 генетическими локусами. Электрофоретический анализ (ЭФ) убедительно подтвердил гибридное происхождение партеновидов и правильность выбранных родительских пар. Для каждого локуса были оценены средняя гетерозиготность локусов на особь и доля полиморфных локусов (P). С одной стороны, как и ожидалось, партеногенетические виды характеризовались генетической однородностью, фиксированной гетерозиготностью и сходным между собой уровнем гетерозиготности. С другой стороны, аллозимный анализ показал существование нескольких редких генетических клонов в пределах трех партеногенетических видов рода (*D. armeniaca, D. dahli, D. unisexualis*). Исследованные локусы указывали на то, что, как и у других однополых таксонов, каждый из 3 видов представлен одним

широко распространенным клоном, но в некоторых популяциях были обнаружены единичные особи, представляющие собой редкие клоны (MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996; Fu et al. 1998). Так, например, у *D. armeniaca* найдены три таких клона (один широко распространенный клон и два редких клона); у *D. dahli* – пять клонов (один широко распространенный клон и четыре редких клона); у *D. unisexualis* – три клона (один широко распространенный клон и два редких клона с вариациями по локусу каталазы Cat-A) (Fu et al. 1998). Эти редкие клоны различались фиксацией разных аллелей минимум в двух локусах, причем большинство аллелей выявлено у родительских видов. Следует особо подчеркнуть, что впервые были обнаружены новые редкие аллели, которые отсутствовали у родительских видов: у *D. dahli* – Acoh-A (аконитатгидротаза) и Pnp-A (пурин нуксеозидфосфорилаза); у *D. armeniaca* – Pnp-A (MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996; Fu et al. 1998). В результате аллозимного анализа было доказано, что гибридные партеногенетические виды рода *Darevskia* характеризуются фиксированной гетерозиготностью и генетической изменчивостью (поликлональностью). Как и в других группах животных, присутствие среди них разных клонов было объяснено авторами многократными актами гибридизации, редкими мутациями и, возможно, рекомбинацией генетического материала (MacCulloch et al. 1995; Murphy et al. 1996; Fu et al. 1998).

Проведенные автором исследования цитологических картин мейоза трех партеногенетических видов рода *Darevskia* выявили биваленты (с утонченной и несколько нарушенной структурой) и, возможно, присутствие хиазм в проксимальных и дистальных районах бивалентов, что допускает рекомбинацию генетического материала (Kupriyanova 1992, 1994).

Молекулярно-цитогенетические исследования *D. armeniaca* с использованием метода FISH (флуоресцентная in situ гибридизация) впервые продемонстрировали теломерные $(TTA\ GGG)_n$ последовательности не только в теломерных, но и в интеркалярных районах хромосом (Kupriyanova 2010). Полученные новые молекулярно-цитогенетические данные также позволяли предполагать рекомбинационный процесс в мейозе этого партеногенетического вида, что, в свою очередь, может приводить к его генетической изменчивости. Следует отметить, что аналогичные картины геномных взаимодействий хромосом в мейозе были показаны и у однополых гибридных видов хвостатых амфибий рода *Ambystoma* Tschudi, 1838 (Bi and Bogart 2006; Bi et al. 2009).

МЕХАНИЗМЫ ХРОМОСОМНОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВИДОВ

Таким образом, интенсивные всесторонние исследования партеногенетических видов ящериц доказали, что многократные акты гибридизации, редкие мутации и, возможно, рекомбинационный процесс приводят к генетической вариабельности таких форм. Однако, наряду с перечисленными общепринятыми механизмами, были открыты и другие механизмы их генетической вариабельности, имеющие важное эволюционное значение. Выявленные автором многочисленные цитогенетические нарушения у партеногенетических видов приводят к «дисбалансу», вызванному изменением генетического взаимодействия гибридных геномов и их нестабильностью, что, в свою очередь, тоже может приводить к генетическому разнообразию партеновидов и появлению у них мутаций (часто определенного типа), а также к повышению генетической вариабельности и, как следствие, к поликлональности.

Следует особо подчеркнуть, что, помимо перечисленных изменений в гибридных геномах партеновидов рода *Darevskia*, был открыт еще один важный феномен – возникновение новых генетических вариантов и de novo аллелей, которые отсутствовали в родительских геномах. Обнаружены ситуации, сходные с картинами гибридного дисгенеза, что позволяло допустить участие мобильных элементов (МЭ) и возможность осуществления рекомбинационного процесса (Kupriyanova 1989; 1992; 2010).

Анализ микросателлитных ДНК у некоторых партеногенетических видов этого рода полностью подтвердил эти выводы – была продемонстрирована вариабельность по трем микросателлитным локусам и мутантные фрагменты ДНК в потомстве *D. unisexualis* и *D. dahli.* У последнего вида были найдены одиннадцать клонов (Ryskov 2008; Vergun et al. 2014). Авторы пришли к выводу, что три клона обязаны актам многократной гибридизации родительских видов, тогда как остальные

восемь редких клонов появились в результате мутаций определенного типа.

Очевидно, что результаты комплексных исследований партеногенетических видов рода *Darevskia* находятся в согласии друг с другом. Они свидетельствуют о генетических различиях и нестабильности гибридных геномов, о сходстве возникающих нарушений генома и появлении ожидаемых типов мутаций. Одновременно цитогенетические данные указывают на некоторую специфичность и филогенетические ограничения гибридизации, поскольку спектр цитогенетических нарушений у гибридов разных филогенетических групп рода *Darevskia* несколько отличается.

Молекулярно-цитогенетические исследования партеновидов этого комплекса, проведенные автором, обнаружили особенности в структуре их хромосом и, в частности, половых хромосом. Показано, что редуцированная W-половая хромосома содержит большой блок прицентромерного конститутивного гетерохроматина (эволюционно продвинутый тип половых хромосом для рода *Darevskia* и других родов семейства). Самки отцовских родительских видов в отличие от материнских, наоборот, характеризуются нередуцированной W-хромосомой и гомоморфными ZW-половыми хромосомами (мелкие макрохромосомы, примитивный тип W-половой хромосомы для многих филогенетических линий семейства). Однако W-хромосома всегда имеет крупный С-блок и ее гетерохроматинизация сопровождается амплификацией А-Т обогащенной ДНК прицентромерных районов, что часто приводит к перестройкам в ней, к делеции теломерных Г-Ц обогащенных блоков и прилежащих районов (Kupriyanova 1989; 1992; Куприянова и Одиерна [Kupriyanova and Odierna] 2002; Kupriyanova 2010). Последнее обстоятельство становится особенно важным для понимания возможной роли половых хромосом в успешной межвидовой гибридизации и отбора определенных генетических комбинаций (адаптивных клонов). Помимо этого, С-окрашивание с последующим окрашиванием хромосом специфичным к АТ парам оснований флуорохромом ДАПИ и к ГЦ парам – хромомицином A_3 (CMA_3) (сравнительное С/ДАПИ/CMA_3 окрашивание) хромосом гибридного *D. armeniaca* выявило различие в составе семейств ДНК прицентромерных и теломерных участков С-гетерохроматина. С-блоки первых районов окрашиваются ДАПИ и состоят из А-Т повторов, тогда как С-блоки последних – хромомицином A_3 и содержат Г- Ц пары.

В целом молекулярно-цитогенетические исследования скальных ящериц показали, что разные характеристики цитогенетической и молекулярной структуры хромосом (масса гетерохроматина, состав фракций ДНК последнего) вносят различный вклад в их изменчивость, стабильность и в эволюцию кариотипа. Поскольку у гибридных видов не обнаружено крупных С-сегментов, было сделано заключение о том, что амплификация высокоповторяющихся последовательностей ДНК не имеет большого значения в эволюции гибридных однополых форм лацертид, а межвидовая и межрасовая гибридизация приводит к хромосомным и геномным изменениям гибридных геномов и, по-видимому, к активной мобилизации мобильных элементов (МЭ) (Kupriyanova 1989; Куприянова и Одиерна [Kupriyanova and Odierna] 2002; Kupriyanova 2010). Поэтому в этом случае существенную роль играет другой механизм – эпистатическое взаимодействие гибридных геномов. Нарушение этого взаимодействия приводит к возникновению de novo аллелей и генетических комбинаций, мутаций определенного типа и, как следствие, к появлению разных клонов. Все перечисленные механизмы могут ускорить темпы хромосомных преобразований гибридных геномов, что имеет большое значение на первых этапах формирования гибридных клонов и видов.

КОНЦЕПЦИЯ ГИБРИДОГЕННОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Таким образом, установлено, что гибридные партеногенетические виды разных комплексов из разных семейств (даже при отсутствии гетерозиготности по хромосомным перестройкам) не обладают высокостабильным, «сбалансированным» геномом. Однако молекулярно-цитогенетические исследования видов комплекса *D. saxicola* показали большое сходство молекулярной структуры хромосом родительских и партеногенетических видов, что говорит в пользу высказанного ранее предположения К. Моритца (Moritz et al. 1989a; 1992b) о значении «сбалансированности» геномов родительских видов при гибридогенном видообразовании. Вместе с тем вся совокупность полученных данных свидетельствует о том, что появление

у гибридных особей способности к однополому способу воспроизводства зависит не только от общей «сбалансированности» генома. Установленные генетические различия могут являться (в некоторых случаях) следствием множественных гибридизаций, тогда как в других они связаны с генетической нестабильностью гибридных геномов, приводящей к разного рода мутациям и появлению новых аллелей и генетических вариантов. Данные о гибридогенном видообразовании в других группах позвоночных животных, а именно – в сложных однополо-двуполых полиплоидных комплексах амфибий, имеющих гибридное происхождение (Литвинчук и др. [Litvinchuk et al.] 2012; Stöck et al. 2012; Боркин и Литвинчук [Borkin and Litvinchuk] 2013), и в сложных однополо-двуполых клонально-бисексуальных комплексах рыб рода *Cobitus* Linnaeus, 1758 (Васильев и др. [Vasiliev et al.] 2010) дополняют общую картину гибридного видообразования.

Главным достижением многолетних комплексных изучений партеногенетических видов из разных семейств ящериц было развитие и подтверждение концепции гибридогенного видообразования у позвоночных животных, состоящей в появлении (в результате гибридизации разных двуполых видов) новых однополых видов, рас и форм, и понимание эволюционной взаимосвязи гибридизации, однополого размножения и полиплоидии. Подчеркнута избирательность в гибридизации и доказано, что значение гибридизации может состоять в дестабилизации генома и его быстрой изменчивости (как базы для отбора); значение однополости, в случае ее возникновения, заключается в сохранении родительских генных комплексов и в фиксации появляющихся (вследствие дестабилизации гибридных геномов) новых уникальных генных сочетаний, отсутствующих у родительских видов (Kupriyanova 1992; Куприянова [Kupriyanova] 1997; 1999; Kupriyanova 2010). Ключевую роль в процессе дестабилизации генома гибридных партеногенетических скальных ящериц играет не амплификация высокоповторяющихся последовательностей ДНК, а межвидовая и межрасовая гибридизация, которая приводит к хромосомным и геномным изменениям гибридных геномов и, по-видимому, к активной мобилизации МЭ. Масса конститутивного гетерохроматина при этом остается невысокой (Куприянова и Одиерна [Kupriyanova and Odierna] 2002).

С этой точки зрения гибридогенное видообразование можно рассматривать как процесс взаимодействия гибридных геномов, а возникающие однополые ди- и триплоидные гибридные виды – как резерв эволюции при переходе к более высокому уровню плоидности и возможному возврату таких полиплоидных видов ящериц к обоеполости при последующих гибридизациях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит сотрудников отделения герпетологии И.В. Доронина и И.Г. Данилова за ценные замечания и оказанную помощь при подготовке рукописи, а Л.Я. Боркина – за ее рецензирование. Работа подготовлена при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ 2990.2014.4).

ЛИТЕРАТУРА

Adams M., Foster R., Hutchinson M., Hutchinson R. and Donnellan S. 2003. The Australian scincid lizard *Menetia greyii*: a new instance of widespread vertebrate parthenogenesis. *Evolution*, **57**(11): 2619–2627.

Astaurov B.L. 1969. Experimental polyploidy and hypothesis of indirect (via parthenogenesis) arising of natural polyploidy in bisexual animals. *Genetika*, **5**(7): 129–149. [In Russian].

Bezy R.L. and Sites J.W. 1987. A preliminary study of allozyme evolution in the lizard family Xantusiidae. *Herpetologica*, **43**: 280–292.

Bi K. and Bogart J.P. 2006. Identification of intergenomic recombinations in unisexual salamanders of the genus *Ambystoma* by genomic in situ hybridization (GISH). *Cytogenetic and Genome Research*, **112**: 307–312.

Bi K., Bogart J.P. and Fu J. 2009. An examination of intergenomic exchanges in A. laterale-dependent unisexual salamanders in the genus *Ambystoma*. *Cytogenetic and Genome Research*, **124**(1): 44–50.

Borkin L.J. and Darevsky I.S. 1980. Reticular (hybridogeneous) speciation in vertebrate. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **41**(4): 485–506. [In Russian].

Borkin L.J. and Litvinchuk S.N. 2013. Animal hybridization, speciation and systematics. In: A.F. Alimov and S.D. Stepanyants (Eds.). Sovremennye problemy biologicheskoy sistematiki. Saint Petersburg [Proceedings of the Zoological Institite of the Russian Academy of Sciences, supplement 2]: 83–139. [In Russian].

Cole C.J., Dessauer H.C. and Barrowclough G.F. 1988. Hybrid origin of a unisexual species of whiptail lizard *Cnemidophorus neomexicanus*, in western North America: new evidence and a review. *American Museum Novitates*, **2905**: 1–39.

Cuellar O. 1974. On the origin of parthenogenesis in vertebrates: the cytogenetic factors. *American Naturalist*, **108**: 625–648.

Darevsky I.S. 1958. Natural parthenogenesis in some subspecies rock lizard *Lacerta saxicola* Eversmann. *Doklady Academii Nauk SSSR*, **122**(4): 730–732. [In Russian].

Darevsky I.S. 1966. Natural parthenogenesis in a polymorphic group of Caucasian rock lizards related to *Lacerta saxicola* Eversmann. *Journal of the Ohio Herpetological Society*, **3**: 115–152.

Darevsky I.S. and Danielyan F.D. 1977. *Lacerta uzzelli* sp. nov. (Sauria, Lacertidae) – a new parthenogenetic species of rock lizards from the eastern Turkey. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, **74**: 55–59. [In Russian].

Darevsky I.S. and Kupriyanova L. 1993. Two new all-female lizard species of the genus *Leolepis* (Sauria:Uromastycidae) from Tailand and Vietnam. *Herpetozoa*, **6:** 1–20.

Darevsky I., Kupriyanova L. and Uzzell T. 1985. Parthenogenesis in reptiles. In: C. Gans, F. Billett (Eds). Biology of the Reptilia. Wiley and Sons, New York: 412–526.

Donnellan S. and Moritz C. 1995. Genetic diversity of bisexual and parthenogenetic populations of the tropical gecko *Nactus pelagicus* (Lacertilia:Gekkonidae). *Herpetologica*, **51**: 140–154.

Doronin I.V., Tuniev B.S. and Kukushkin O.V. 2013. Differentiation and taxonomy of the Rock lizards *Darevskia (saxicola)* complex (Sauria: Lacertidae) according to morphological analyses. *Proceeding of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences,* **317** (1): 54–84. [In Russian].

Fu J., MacCulloch R.D., Murphy R.W., Darevsky I.S., Kupriyanova L.A. and Danielyan F.D. 1998. The parthenogenetic rock lizard *Lacerta unisexualis*: an example of limited genetic polymorphism. *Journal of Molecular Evolution*, **46**: 127–130.

Fujita M.K. and Moritz C. 2010. Origin and evolution of parthenogenetic genomes in lizards: current state and future directions. *Cytogenetic and Genome Research*, **127**: 261–272.

Kearney M., Blacket M., Strasburg J. and Moritz C. 2006. Waves of parthenogenesis in the desert: evidence for the parallel loss of sex in a grasshopper and a gecko from Australia. *Molecular Ecology*, **15**:1743–1748.

Kupriyanova L. 1989. Cytogenetic evidence on genome interaction in hybrid *Lacerta*. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. *Bulletin of the New York State Museum, Albany*, **466**: 236–239.

Kupriyanova L. 1992. Diversity in parthenogenetic lacertid lizards: cytogenetic studies. Proceeding 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Budapest: 273–279.

Kupriyanova L. 1994. Structure, localization and stability of chromosome in karyotype evolution in lizards of the Lacertidae family. *Russian Journal of Herpetology*, **1**: 1–12.

Kupriyanova L. 1997. Some cytogenetic regular trends in reticular (hybridogeneous) speciation in unisexual lizards (Reptilia: Lacertidae) and other groups of vertebrates. *Tsytologia*, **39**(12): 1089–1108. [In Russian].

Kupriyanova L. 1999. Genetic variations in hybrid unisexual species and forms of the genus *Lacerta* (Lacertidae, Reptilia): possible cytogenetic mechanisms, cytogenetics of meiosis in natural polyploidy forms. *Tsytologia*, **41**(12): 1038–1047. [In Russian].

Kupriyanova L. 2010. Cytogenetic and genetic trends in the evolution of unisexual lizards. *Cytogenetic and Genome Research*, **127**: 273–279.

Kupriyanova L. and Odierna G. 2002. A perspective approach to the problem of stability of karyotype structure of bisexual and unisexual species of the family Lacertidae (allo-, sympatric and reticular speciation). In: V. Stegniy (Ed.). Materials of the 2d International Conference: Problems of Species and Speciation. 2001, Tomsk, Tomsk State University: 238–254. [In Russian].

Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Skorinov D.V., Mazepa G.A., Pasinkova R.A., Dedykh D.V., Krasikova A.V., Rosanov J.M. 2012. Unusual triploid speciation in green toads of *Bufo viridis* complex in high Asia. The Problems of Herpetology. Proceeding of the 5th Congress of the Alexander M. Nikolsky Herpetological Society (25–28 September 2012, Minsk). Minsk: 160–165. [In Russian].

Lowe C. and Wright J. 1968. Chromosomes and karyotypes of *Cnemidophorus* teiid lizards. *Mammalian Chromosomes Newsletter*, **22**: 199–200.

MacCulloch R.D., Murphy R.W., Kupriyanova L.A., Darevsky I.S. and Danielyan F.D. 1995. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome*, **38**: 1057–1060.

Manrquez-Moran N.L., Mũndez-de la Cruz F. R. and Murphy R.W. 2014. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex: evidence from mitochondrial genes. *Zoological Science,* **31**: 14–19.

Moritz C. 1984. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae). 1. Chromosome banding studies. *Chromosoma*, **89**: 151–162.

Moritz C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoi* (Gekkonidae): evidence for recent and localized origin of widespread clones. *Genetics*, **129**: 211–219.

Moritz C., Case T., Bolger D. and Donnellan S. 1993. Genetic diversity and the history of Pacific island house geckos (*Hemidactylus* and *Lepidodactylus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **48**: 113–133.

Moritz C., Brown W.M., Densmore L.D., Wright J., Vyas D., Donnellan S., Adams M. and Baverstock P. 1989a. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia,* (Gekkonidae). *Bulletin of the New York State Museum, Albany*, **466**: 87–112.

Moritz C., Donnellan S., Adams M. and Baverstock P. 1989b. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): extensive genotypic diversity among parthenogenetis species. *Evolution*, **43**: 994–1003.

Moritz C., Uzzell T., Spolsky C., Hortz H., Darevsky I., Kupriyanova L. and Danielyan F. 1992a. The maternal ancestry approximate age of parthenogenetic species of Caucasian lizards (*Lacerta*: Lacertidae). *Genetica*, **87**: 53–62.

Moritz C., Wright J.W. and Brown C.M. 1992b. Mitochondrial DNA analysis and the origin and relative age of parthenogenetic *Cnemidophorus*: phylogenetic constraints on hybrid origins. *Evolution*, **46**: 184–192.

Murphy R., Darevsky I., Kupriyanova L., MacCulloch R. and Fu J. 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130**: 527–549.

Murphy R., Darevsky I., MacCulloch R., Fu J. and Kupriyanova L. 1996. Evolution of the bisexual species of Caucasian rock lizards: a phylogenetic evaluation of allozyme data. *Russian Journal of Herpetology*, **3**: 18–31.

Ota H., Darevsky I., Kupriyanova L., Hikida T., Lue K.I., Chen S.H. and Hayashi T. 1993. Geographic variation of the parthenogenetic lizards, *Hemidactylus stejnegeri* Ota and Hikida, 1989 (Gekkonidae: Reptilia), with comments on recently discovered male phenotypes. *Tropical Zoology*, **6**: 125–142.

Parker E.D. and Selander R.K. 1976. The organization genetic diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus tesselatus*. *Genetics*, **84**: 791–805.

Parker E.D. and Selander R.K. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria:Teiidae). *Herpetologica*, **40**: 245–252.

Pasteur G., Agnese J., Blanc C. and Pasteur N. 1987. Polyclony and low relative heterosity in a widespread unisexual vertebrate, *Lepidodactylus lugubris* (Sauria). *Genetica*, **75**: 71–79.

Pellegrino K., Rodrigues M. and Yonenaga-Yassuda Y. 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*, **37:** 197–199.

Reeder T.W., Dessauer H.C. and Cole C.J. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum novitates*, **3365**: 1–61.

Ryskov A.P. 2008. Genetically unstable microsatellite-containing loci and genome diversity in clonally reproduced unisexual vertebrates. In: K.W. Jeon (Ed). International Review of Cell and Molecular Biology. 270. Academic Press, USA: 319–349.

Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Scharti M., Morutz C. and Perrin N. 2011 (2012). Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate. *Proceedings of the Royal Society*, B 2012, Biological Sciences, **279**: 1293–1299.

Suomalainen E., Saura A. and Lokki J. 1987. Cytology and Evolution in Parthenogenesis. Boca Raton, CRC Press, Inc., Florida: 93 p.

Syromyatnikova E.V., Doronin I.V. and Baryshnikov G.F. 2013. The amphibian and reptilian remains from the Mezmaiskaya Cave: new data on the Late Pleistocene herpetofauna of the Caucasus. In: G.G. Matishov, Y.A. Lavrushin, V.V. Titov and A.S. Tesakov (Eds.). Material of 8th All-Russian Conference on Quaternary Research: Fundamental problems of Quaternary, results and main trends of future studies (10–15 June, 2013, Rostov-on-Don). Rostov on Don: 615–616. [In Russian].

Uzzell T. and Darevsky I.S. 1975. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia*, **2**: 204–222.

Vasiliev V.P. 1985. Evolutionary karyology of fish. Nauka, Moscow: 300p. [In Russian].

Vasiliev V. P., Lebedeva E.B. and Vasilieva E.D. 2010. Reticular speciation and polyploid evolution in fish. In: D. Pavlov, U. Dgebuadze and M. Shatunovsky (Eds). Aktualynie problem sovremennoi ihtiologii (k 100-letiu G.V. Nikolyskogo). Moscow: 148–177. [In Russian].

Vergun A.A., Martirosyan I.A., Semyenova S.K., Omelchenko A.V., Petrosyan V.G., Lazebny O.E., Tokarskaya O.N., Korchagin V.I. and Ryskov A.P. 2014. Clonal diversity and clone formation in the parthenogenetic caucasian rock lizard *Darevskia dahlia*. *PLoS ONE*, **e91674**. doi:10.1371/journal.pone.0091674.

White J. and Cotreras N. 1982. Cytogenetics of parthenogenetic grasshopper *Warranaba virgo* and its bisexual relatives. YIII. Karyotypes and C-banding patterns in the clones of *W. wirgo*. *Cytogenetics and Cell Genetics*, **34**: 168–177.

Представлена 13 ноября 2014; принята 8 декабря 2014.